植 物 分 类 学 报 31(5):425—431(1993)
Acta Phytotaxonomica Sinica

三尖杉科的花粉形态及其外壁超微结构研究*

席以珍
(中国科学院植物研究所，北京 100093)

STUDIES ON POLLEN MORPHOLOGY AND EXINE ULTRASTRUCTURE IN CEPHALOTAXACEAE

Xi Yi-Zhen
(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing, 100093*)

Abstract The pollen morphology of Cephalotaxaceae was examined with LM, SEM and TEM. Pollen grains in this family are spheroidal or subspheroidal, rounded in polar view, but usually wrinkled with irregular shape. Pollen size is 22.6 — 34.8 μm in diameter. There is a distinct or indistinct tenuity on distal face. The tenuity occasionally slightly rises above the outline of pollen grains, but often sukened. Exine rather thin, 1 — 1.5μm thick, layers obscure, surface of pollen grains is nearly psilate or weakly granulate. Under SEM exine is covered with fine and dense granules, and sparse Ubisch bodies are found on the granular layer. The Ubisch bodies are provided with minute gemmate processes on the surface. Acorrding to our observation under TEM, exine consists of ectexine and lamellate endexine, with the former divided into outer ectexine of granules densely arranged and inner ectexine of loosely arranged microgranules. Granules of the outer ectexine are relatively thick, and connected with each other, forming a structure just like tectum or separate from each other. Microgranules of the inner ectexine are distinct or indistinct. Endexine is provided with 5 — 7 lamellae.

As far as information of pollen morphology is concerned, *Cephalotaxus oliveri* is rather special in the Cephalotaxaceae. First, the tenuity in pollen grains occupies one half of the distal part, much larger than that of the other species in the family. Second, the ectexine in *Cephalotaxus oliveri* may be divided into two distinct layers, outer ectexine and inner ectexine. The former is made of a layer of sporopollenin masses, which are connected with each other to form tectumlike structure, while the latter consists of a layer of loosely arranged granules or small

* 国家自然科学基金资助项目。
1991-01-14 收稿。

segments of sporopollenin. The inner ectexine is different from that of other species by having a thicker layer of sporopollenin granules. Based on these two features, we support the division of *Cephalotaxus* into two Sections, Sect. Pectinatae and Sect. Cephalotaxus.

Pollen grains of Cephalotaxaceae are similar to those of the Taxaceae in having spheroidal shape and the tenuity on its distal face. These characteristics strengthen the evidence for a close relationship between the Cephalotaxaceae and Taxaceae. Although pollen grains of the Cephalotaxaceae and Taxaceae are similar in some characteristics, they have obvious differences in , for example, size of tenuity, the fine structure of Ulbisch bodies and of the outer and inner ectexine. On the basis of poilen morphology, the present author considers the Cephalotaxaceae slightly more primitive than the Taxaceae.

Key words Cephalotaxaceae; Ultrastructure; Pollen morphology; *Cephalotaxus oliveri*

摘要 本文描述了在光学显微镜、扫描电子显微镜和透射电子显微镜下观察的三尖杉科花粉特征，并对三尖杉属种间的花粉特征进行了对比。据此，笔者支持在三尖杉属内建立篦子三尖杉组 Sect. Pectinatae L. K. Fu 和三尖杉组 Sect. Cephalotaxus 的意见。根据花粉形态特征，本文讨论了三尖杉科的范围和分类位置，同时对比了三尖杉科和红豆杉科花粉的异同。花粉形态特征说明两科之间有密切的亲缘关系，三尖杉科似乎比红豆杉科稍原始。

关键词 三尖杉科；花粉形态；超微结构

三尖杉科 Cephalotaxaceae(郑万钧等 1978；傅立国 1984)仅 1 属。三尖杉科的植物化石遗迹发现于欧洲西部、北美东部及亚洲东部，在我国内蒙古、河南、湖北等地区也发现了三尖杉科的拟三尖杉和拟粗榧属化石植物(华北地质所五室，1976)。本科植物在分类上和系统位置上存在许多争议，其分布区比较零散，至今很少有人对它进行系统研究。近年来，在三尖杉属植物中提取出抗癌药物，从而引起植物学家的广泛重视。关于三尖杉属的花粉形态虽在国内外均有简单描述和零星报道(中国科学院植物研究所形态室孢粉组 1960; Erdtman 1965; Wodehous 1935; Xi Yi－zhen 等 1989)，但对该科植物花粉超微结构的研究和系统位置的探讨报道很少。本文对该科植物花粉做了详细的观察与研究，企图为进一步探讨三尖杉科的分类和系统位置提供重要依据。

材料和方法

本文研究材料采自中国科学院植物研究所标本室的腊叶标本，个别种采自庐山植物园的新鲜标本。扫描电子显微镜观察的花粉材料直接均匀地撒在透明双面胶纸上，喷金，以 Hitachi S－450 和 Hitachi S－800 扫描电镜进行观察和照相。用于透射电子显微镜观察的材料进行如下处理：将醋酸酐分解后的花粉放在 2% 锇酸水溶液中固定 48 小时，用 pH 为 7.2 的缓冲液洗三次，每次 30 分钟，然后经酒精逐级脱水，再用 Epon 812 环氧树脂渗透 2 — 3 天，最后转移到包埋管里，在室温下放置一天，接着在 35 ℃ — 60 ℃

烘箱中聚合3天，然后取出，在室温下停放一天便可进行修块和超薄切片，切片用醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色。

观察结果

三尖杉属(*Cephalotaxus*)花粉粒为球形，极面观为圆形，赤道面观圆形或扁圆形，花粉常褶皱形成不规则的形状。直径为22.6—34.8μm。远极面具一薄壁区，薄壁区大小不一致，有时稍具突起，但常下陷。外壁较薄，层次通常不明显，有时能辨别层次，表面具微弱的颗粒，或表面近光滑。在扫描电子显微镜下可见表面具细颗粒状纹饰，在颗粒层上面附着若干球形的乌氏体，其表面不平。本科花粉外壁超薄切片在透射电镜下呈现出外壁的内层和外层两层。外壁内层的片状结构很明显，大约由5—7个片组成。外壁外层是由颗粒状分子彼此连接形成类似覆盖层的结构，其内为一层疏密不等、形状不规则的颗粒层，其中有许多并未形成颗粒，似乎是许多孢粉素正在集中形成颗粒。各个种花粉特征如下：

(1)高山三尖杉 *Cephalotaxus alpina* (图版1：1—2)

花粉粒球形，常褶皱，形状不规则。直径约为32(24.8—34.8)μm。薄壁区不明显。外壁表面具不规则的颗粒或为蠕虫状纹饰(图版1:2)。在纹饰层上面具稀的乌氏体，乌氏体分布极不均匀，有时数粒乌氏体挤在一起，在乌氏体表面具明显的微瘤状突起。

(2)三尖杉 *Cephalotaxus fortunei* Hook. f. (图版1:3—4；图版4:23，28—29)

花粉粒球形，常褶皱。直径为32.6(22.4—34.2)μm。远极面的薄壁区很小，稍微升高，形成小突起，末端稍尖(图版4:26)，有时略向内凹陷，表面光滑透明。外壁厚度约为1.5μm，层次不明显，表面近光滑，或具模糊的颗粒。在扫描电子显微镜下可见外壁具不明显的颗粒状纹饰，颗粒很细，排列十分稠密，其上的乌氏体稀少，成堆分布，大小相差较大，乌氏体表面不平，具微弱的小芽胞状突起。透射电镜下显示出外壁内层具5—6个小片层，每一个片较粗(图版4:28—29)。外壁外层最外面一层为彼此连接或不连接的颗粒层，彼此连接的这一层很像覆盖层，在类似的覆盖层上面具有少量的乌氏体，乌氏体表面具微芽胞状突起(图版4:28—29)。

(3)日本粗榧 *Cephalotaxus harringtonia* (Forbes) koch (图版1:5—6)

花粉粒球形，常褶皱成不规则形状。直径约为23μm。远极面具一个薄壁区。外壁具明显的颗粒状纹饰和很少的乌氏体，乌氏体和颗粒表面均具突起较高的微瘤(图版1:6)。

(4)宽叶粗榧 *Cephalotaxus latifolia* (Cheng et L.K.Fu)L.K.Fu (图版2:7—8)

花粉粒球形，常褶皱。直径约为32(26.7—34.8)μm。外壁表面常具蠕虫状或不规则的网状纹饰(图版2:8)，乌氏体很少，分布极不均匀，乌氏体表面具瘤状或近棒状突起，突起较高而明显。

(5)海南粗榧 *Cephalotaxus mannii* Hook.f (图版2:9—10；图版4：24—25)

花粉粒球形，常褶皱，形状不规则。直径为31.3(29.5—33.0)μm。薄壁区小而不明显，极少见到薄壁区突起。外壁厚度约为1.5μm，层次常不明显，有时能见到模糊的两层，内外层厚度几相等；表面具模糊的颗粒，颗粒细，大小不一致，排列密而不均匀。在扫描电子显微镜下可见外壁具很密的颗粒状纹饰，颗粒表面具微瘤；颗粒层上面

附着许多乌氏体，但分布很不均匀，成片或成堆分布；乌氏体表面和颗粒状纹饰表面结构相同，即也具多而密的小瘤状突起。本种花粉特征与 *C.mannii* 很相似，即乌氏体表面结构与纹饰分子表面结构相同。

(6) 粗榧 *Cephalotaxus sinensis* (Rehd. et Wils.) Li (图版 2: 11 — 12; 4: 20 — 22, 26 — 27)

花粉粒球形。直径为 27.8 (26.1 — 29.6)μm。远极面的薄壁区稍向外突起，基部较宽，末端平圆，但常不明显。外壁较薄，厚度约 1μm，层次不明显，表面具很稀的斑点或小颗粒，分布极不均匀，经处理以后，这些小颗粒经常脱落。在扫描电镜下可见外壁表面为很密而细的颗粒，并由数粒颗粒融合成小块状，几个小块又进一步连接在一起形成大块状(图版 2:12)；乌氏体很少，表面具小芽胞状突起。超薄切片(图版 4:20 — 22)表明外壁内层具 6 个小片层，各片之间界限清楚，外层由彼此分离的颗粒状分子组成，在颗粒层以内的微粒体分子层不明显。

(7) 篦子三尖杉 Cephalotaxus oliveri Mast.(图版3:13 — 19)

花粉粒球形，极面观为圆形。直径为 31.3 (27.8 — 35.1)μm。远极面具一个明显的薄壁区，其薄壁区域大，达到占据花粉远极面的二分之一(图版 3:16)，常下陷(图版 3: 15)。外壁薄，厚度约为 1 μm，层次不明显，表面近光滑，或偶具稀少的斑点或颗粒。在扫描电子显微镜下可见外壁具很密的细颗粒，一些细颗粒互相连接并融合成小瘤或小块状(图版 2:10 箭头所示部位)，在颗粒层上面附着的乌氏体很少，乌氏体是由一些颗粒聚集成堆，互相融合形成(图版 3:19 箭头所示)。透射电镜下可见，外壁内层较厚，由 6 — 7 个小片层组成(图版 3:13)，外壁外层由两部份组成，最外面一层由很不规则的颗粒状分子或团块的分子组成。由于团块状子排列很密，彼此连接形成类似覆盖层的结构。在这一层里面是许多不成形或少数成形的微颗粒体，即由孢粉素聚集成颗粒或不规则的碎片状排列成很疏松的一层(图版 3:17)。这一层相当厚。薄壁区升高，它明显是由外壁内层形成(图版 3:14 箭头所示)，这与杉科花粉的乳头状突起的形成相同(席以珍, 1986)。外壁外层在薄壁区消失。外壁表面的乌氏体很少。

讨论与结论

1. 本属各种植物的花粉形态比较

三尖杉属各个种之间花粉的基本特征大体一致，如均为球形，远极面具一个薄壁区等。但并非完全相同，表现在(1)薄壁区。各个种的薄壁区有一定差异，如三尖杉的花粉薄壁区相对较小，略有升高(图版 4:23)，常内陷。海南粗榧的薄壁区小而不明显。粗榧的薄壁比三尖杉宽大，稍升高，顶部平圆(图版 4:29)。唯有篦子三尖杉的薄壁区大而明显(图版 3:16)。(2)乌氏体的结构。三尖杉的乌氏体表面具芽胞状突起；海南粗榧 *C. mannii* 的乌氏体侧面具纵肋；篦子三尖杉的乌氏体表面是由一些颗粒聚集成堆并相互融合而形成的结构；粗榧的乌氏体表面具小芽胞状突起。

2. 三尖杉科与红豆杉科的关系。

三尖杉属最初被放在红豆杉科(Taxaceae)内；后来，Neger (1907)发现其雌球花的特点可明显区别于红豆杉科，因而建立了三尖杉科。从花粉形态看，这两个科确实有共同特

点，如两个科的花粉在形状上十分相似，均为球形，远极面都具一个薄壁区，这表明两个科有密切的亲缘关系。但是，二者区别也明显。如：(1)三尖杉科的薄壁区明显，且常稍升高，能够观察到薄壁区的基本轮廓(图版 3:14；图版 4:26，28)，而红豆杉科的薄壁区很不明显，一般不升高(席以珍，1986)。(2)三尖杉科花粉外壁较红豆杉科的外壁薄，仅有 1 — 1.5μm厚，而后者的外壁厚度在 1.7 — 2μm 之间(席以珍，1 986)；(3)扫描电镜揭示出，三尖杉科的乌氏体表面的结构很微小，具微小的芽胞状突起或由微小的颗粒融合成颗粒或小瘤，个别种乌氏体在侧面具很不明显的纵肋；而红豆杉科的乌氏体表面结构清楚而明显，即具纵肋和瓣状结构(席以珍1986，图版 3:16)。透射电镜下显示出三尖杉科的外壁外层由不规则的团块状或不规则的颗粒组成，有的相互连接，形成连续的类似覆盖层的结构。此外，在该层内具排列疏松的微颗粒层；而红豆杉科的外壁外层仅由一层瘤分子构成，瘤分子形状规则，而且彼此是分离的，瘤之间的界限清楚，且在这一层之内没有微颗粒层(穗花杉属除外)。红豆杉科的外壁内层的片层数目一般较少，片层本身较薄，而三尖杉科的片层数目多，片层本身较厚。上述特征表明了三尖杉科和红豆杉科的主要区别。同时也说明两个科既有密切的关系，又是两个独立的科。

3. 三尖杉科的范围

通常认为三尖杉科只有一个属，即三尖杉属。然而也有一些学者主张把原属于红豆杉科的穗花杉属 *Amentotaxus* 放在三尖杉科内，与三尖杉属并列，有人甚至把红豆杉科的榧树属(*Torreya*)也放在三尖杉科(据傅立国 1984；Greguss 1955)。那末，该科到底应该包括几个属？ 在这方面已有不少报道(傅立国1984；胡玉熹 1984)。本文根据花粉形态资料讨论这个问题。穗花杉属花粉外壁结构与三尖杉属外壁结构是不同的，前者外壁外层结构复杂，包括：(1)由小瘤联结成串或合并成团构成极不规则又不整齐的覆盖层；(2)在覆盖层内面有一层稀疏的或分布成堆的颗粒层；(3)片状的基层。扫描电镜资料表明穗花杉花粉外壁的小瘤状纹饰和乌氏体均由聚集成堆的颗粒构成。此外，穗花杉花粉还具残余气囊。这些特征表明穗花杉既不同于红豆杉科，也明显区别于三尖杉科(席以珍 1986)，因此从花粉形态特征看，穗花杉属不应该放在三尖杉科内。榧树属的花粉特征也明显区别于三尖杉科。从超薄切片看，榧树的外壁内层薄，片层数目少，大约只有 4 片层，外层只由一层界限清楚、彼此分离的瘤分子构成，无微粒体结构层。根据扫描电镜观察，榧树外壁上的小瘤状纹饰和乌氏体具清楚的纵稜，明显区别于三尖杉科，亦不能放在三尖杉科内。上述分析表明三尖杉科下只有三尖杉属一个属。

近年来不少作者(傅立国 1984；胡玉熹 1984；李莹等 1986 等)提出三尖属可分成两个组，即三尖杉组和篦子三尖杉组，前者有 6 个种，后者只有 1 个种。篦子三尖杉的花粉特征，在本属中是很特殊的。主要表现在薄壁区上，篦子三尖杉的薄壁区很大，差不多占整个花粉远极面面积的一半，这是该属其他任何一种花粉所不及的；其他种的薄壁区不但很小，而且有的甚至不明显。其次，透射电镜下观察，本种花粉外壁外层的最外一层团块状或不规则的颗粒状分子彼此连接形成像覆盖层一样的结构；而本属其他种一般不连接。在其内的一层疏松的微颗粒层也十分清楚，而且这一层比较厚，是由孢粉素聚集成微粒体或小碎片状结构构成。本属其他种，除*C. Fortunei* 具有微颗粒层外，其余的种类微颗粒层不明显或根本不具备这一层。而 *C. Fortunei* 虽然有颗粒层，但与篦子三尖

杉也有一定区别，前者微颗粒细而均匀，比较窄。上述篦子三尖杉与三尖杉属其他种之间的区别有力地支持了在三尖杉属下分别成立两个组：篦子三尖杉组(Sect. Pectinatae)和三尖杉组(Sect. Cephalotaxus)的主张。

4. 关于三尖杉科的分类位置

郑万钧等(1978)把三尖杉科置于罗汉松科(Podocarpaceae)和红豆杉科之间。花粉形态资料基本上支持这个系统。因为从花粉特征看三尖杉科较红豆杉科略为原始，如：三尖杉科花粉外壁纹饰比较微弱，纹饰分子之间的界限不清楚，乌氏体表面的结构也较模糊；相反，红豆杉科花粉的表面纹饰很清楚，纹饰分子彼此之间界限明显，乌氏体的结构清晰。这些特征表明红豆杉科植物演化程度比三尖杉科稍微高一点。因此将三尖杉科置于红豆杉科之前是合适的。此外，鉴于本文作者曾根据花粉特征认为穗花杉属应该从红豆杉科分离出来独立上升为穗花杉科，其系统位置在罗汉松科的后面(席以珍 1986)。而本文研究的三尖杉科与罗汉松科花粉区别较大，与穗花杉关系较密切。例如：罗汉松科花粉具大而明显的两个气囊(席以珍 1986)，而三尖杉科花粉为球形，形状和结构均不相同。三尖杉科和穗花杉的花粉外壁外层都有一层微颗粒层，这一特征把二者紧密地联系起来。因此，据花粉形态特征可建议三尖杉科放在穗花杉科(Amentotaxaceae)和红豆杉科之间。

附录 Appendix: The source of materials studied (Preserved in PE)

Taxon	Locality	Voucher
Cephalotaxus alpina	Fujian	Wang M.-J. 4430
C.fortunei	Jiangxi	Lin Y. 13434
C.harringtonia	Japan	
C.latifolia	Fujian	Wang M.-J. 3437
C.mannii	Yunnan	Fung K.-M. 14493
C.sinensis	Shaanxi	Fu K. -T. 2818
C.oliveri	Sichuan	Xiong J.-H. 33418

参 考 文 献

[1] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组，1960：中国植物花粉形态。科学出版社。

[2] 李莹、王伏雄、陈祖铿，1986：篦子三尖杉的胚胎学研究及其系统位置的探讨。植物分类学报，**24**(6)：411—422。

[3] 郑万钧、傅立国，1978：中国植物志，第七卷。科学出版社，北京。

[4] 胡玉熹，1984：三尖杉属植物叶片结构的比较观察。植物分类学报，**22** (4)：289—296。

[5] 席以珍，1986：中国红豆杉科花粉形态研究。植物分类学报，**24** (4)：247—252。

[6] 席以珍，1986：杉科花粉形态的研究。植物研究 **6** (3)：127—136。

[7] 席以珍，1986：中国罗汉松科花粉形态研究。植物分类学报 **24** (6)：434—438。

[8] 席以珍，1986：穗花杉属花粉外壁的超微结构及其分类意义。植物分类学报，**24** (6)：439—442。

[9] 傅立国：1984：三尖杉属的研究。植物分类学报 **22** (4)：277—288。

[10] Erdtman, G., 1965: Pollen and spores Morphology plant taxonomy: Gymnospermae. Bryophyte. Stockholm, Almqvist and Wiksell. Stockholm.

[11] Greguss, P., 1955: Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. *Akademiai kiado, Budapest*.

[12] Pilger, R., 1926: Gymnosperms. in : Engler, A. Prantl, K. Prantl. (eds) Die Nat. Pflanzenfamilien. 2nd. Wilhelm Engelmnn. Leipzig. 13: 267 — 271.

[13] Wodehous, R. P., 1935: Pollen Grains. Mcgrawphill. New York. P.252 — 280.

[14] Xi Yi-zhen and Wang Fu-hsiung, 1989: Pollen exine ultrastructure of extant Chinese gymnosperms. in Chen Sing-chi et al. (eds): Cathaya. International Academic Publishers. 1: 119 — 142.

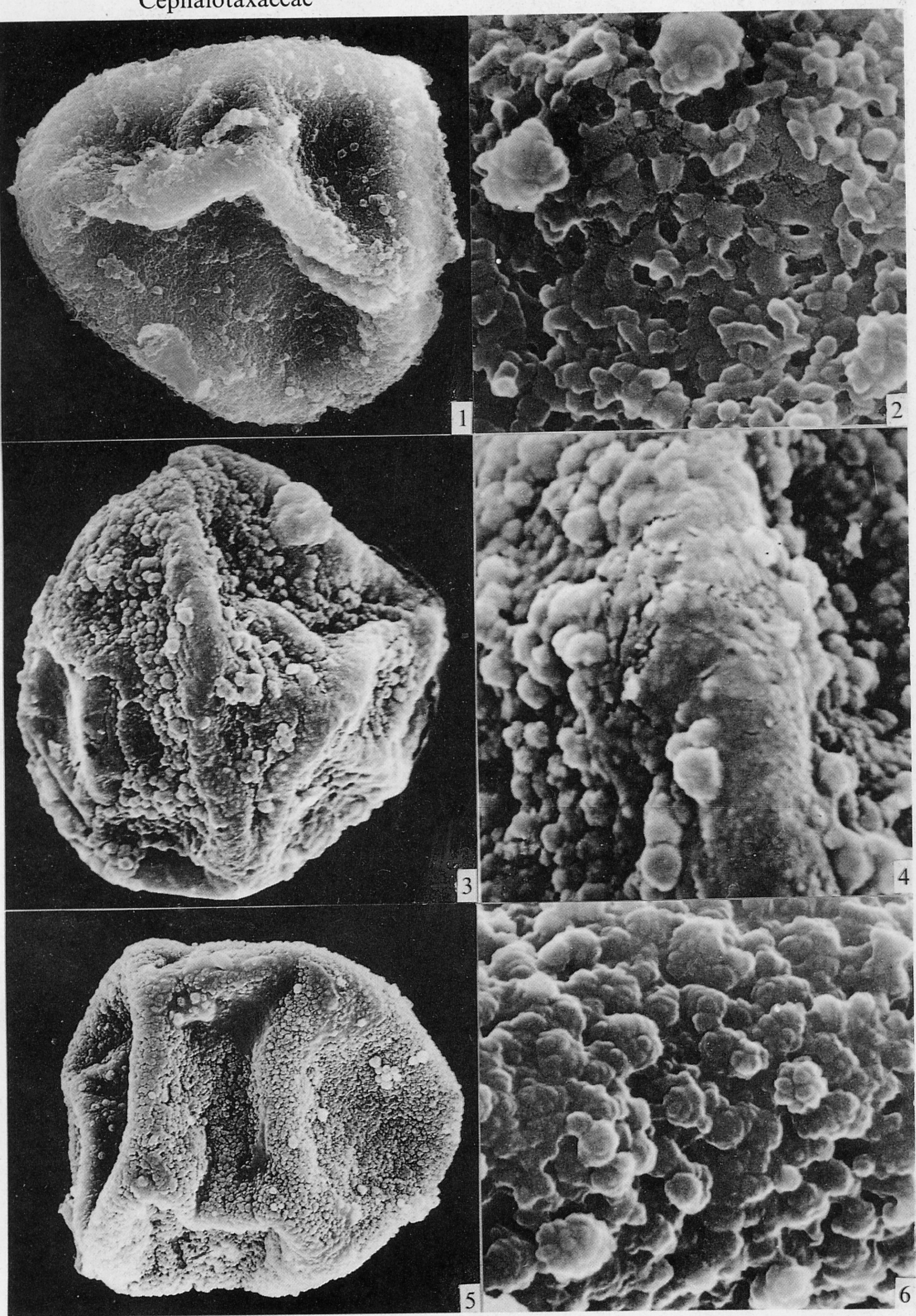
图版说明 Explanation of Plates

Plate 1 1 — 2. *Cephalotaxus alpina*, 1. ×2700, 2. × 9000;
3 — 4. *C.fortunei*, 3. × 2700 4. × 8400;
5 — 6. *C.karringtonia*, 5. × 2700 6. ×9000.

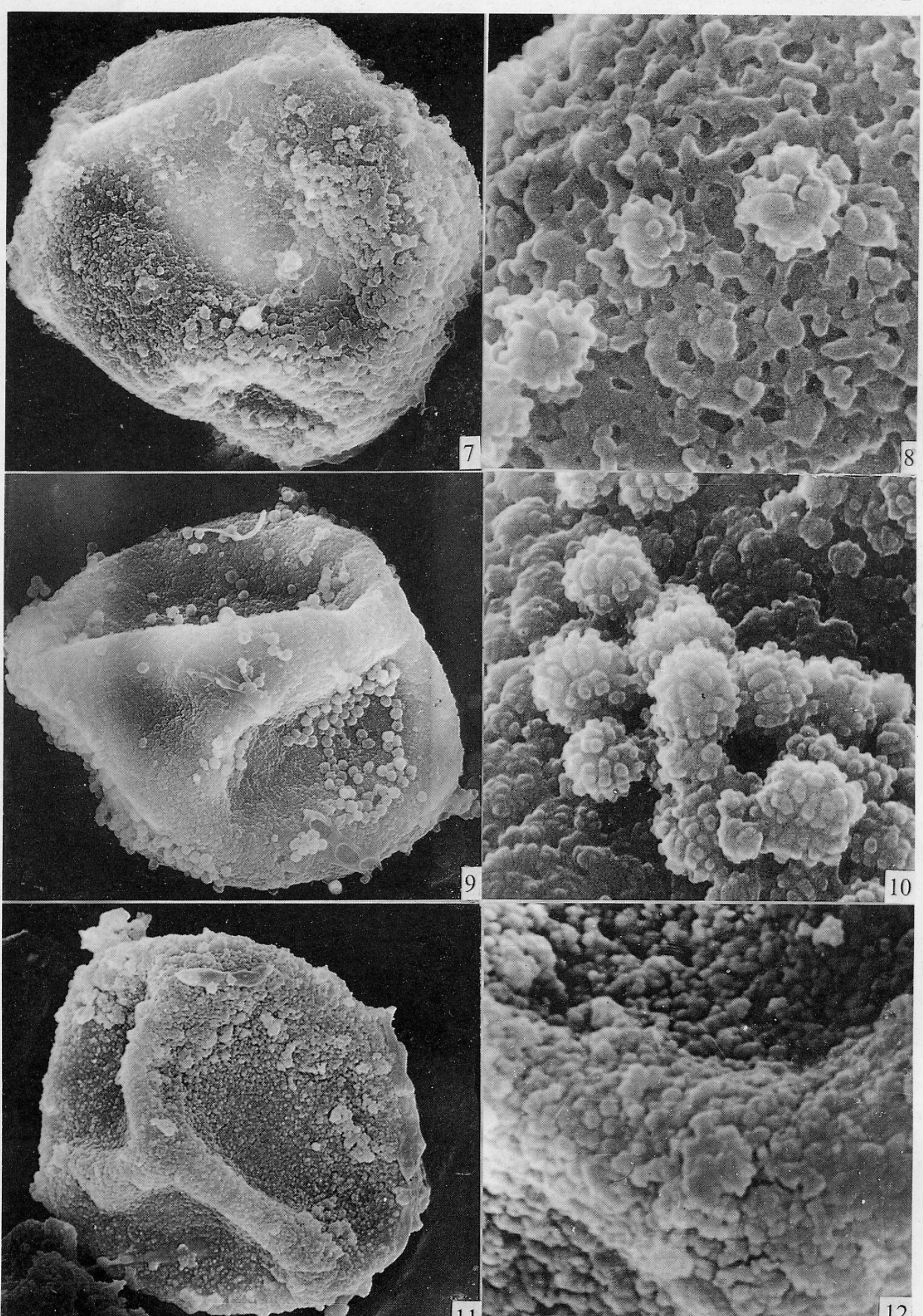
plate 2 7 — 8. *Cephalotaxus latifolia*, 7. × 2700 8. × 9000;
9 — 10. *C. mannii*, 9. × 2700, 10. × 9000;
11 — 12. *C. sinensis*, 11. × 2700, 12. × 8400;

Plate 3 13 — 19. *Cephalotaxus oliveri*, 13. × 13000, 14. × 3200, 15 — 16. × 1000, 17. × 32000, 18. × 2700, 19. × 8400.

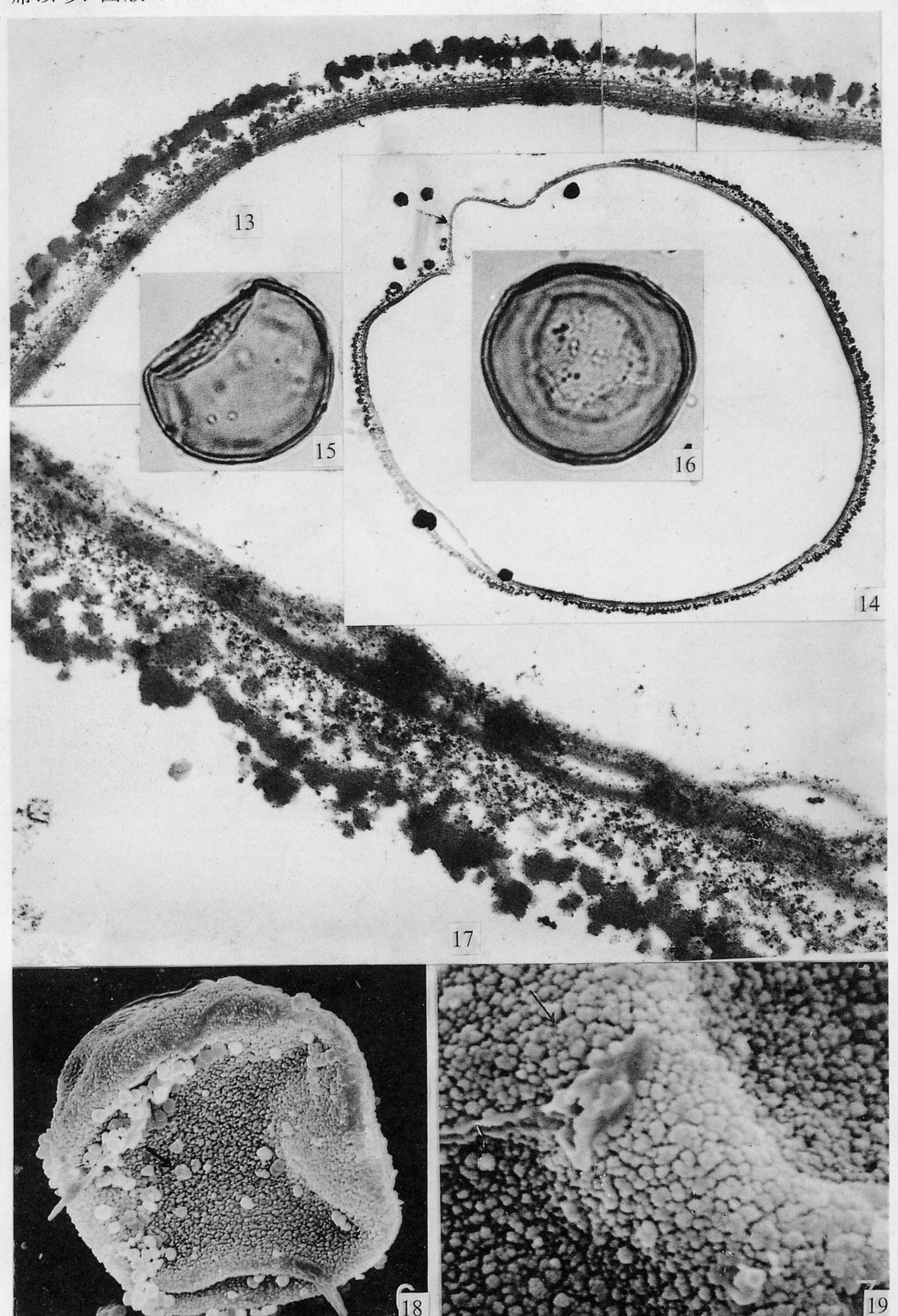
Plate 4 20 — 22, 26 — 27. *Cephalotaxus sinensis*, 20. × 20000, 21. × 30000, 22. × 13000, 26 — 27. × 1000;
23, 28 — 29. *C. fortunei*, 23. × 1000, 28. × 13000, 29. × 30000;
24 — 25. *C. mannii*, × 1000.



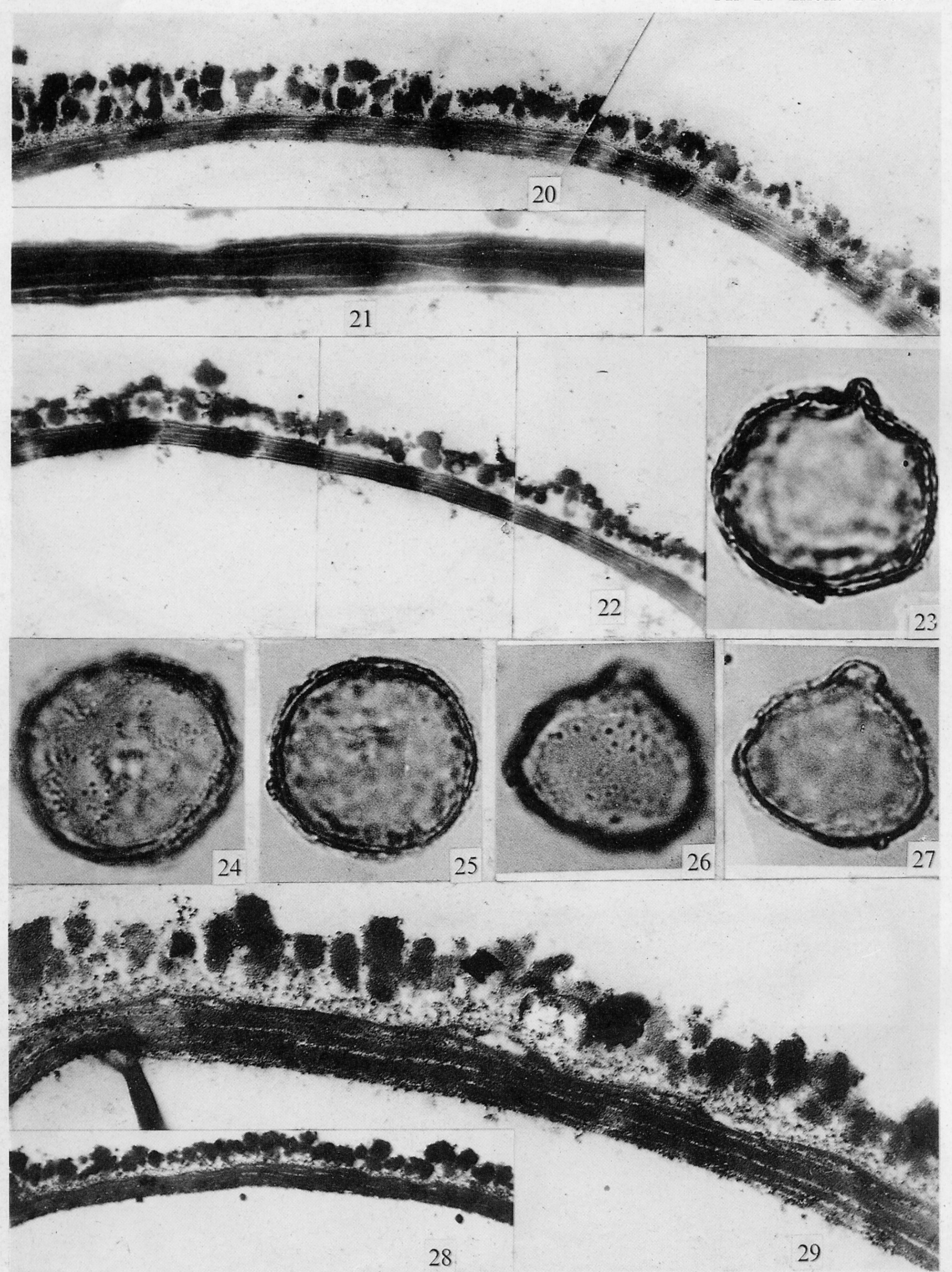
see explanation at the end of text



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text